INTRODUCTION
À L'ÉTUDE DE LA PÉDOFAUNE

Imprimerie UNIVERSA, WETTEREN (Belgique)

Christiane MOREAU

INTRODUCTION
A L'ÉTUDE DE
LA PÉDOFAUNE

LES NATURALISTES BELGES
1965

Introduction à l'étude de la pédofaune

par Christiane MOREAU (*)

Quand on parle d'animaux « terrestres », on pense volontiers à ceux qui, comme l'homme, habitent la surface du sol. Mais le sol lui-même constitue un milieu particulièrement bien peuplé et, à ce titre, on peut dire qu'il fait partie de la « biosphère » (1). Il est le siège de l'activité discrète mais intense d'innombrables organismes qui y trouvent leur subsistance. Les plus gros d'entre eux nous sont familiers : Taupes, Vers de terre, Limaces, Araignées, Scolopendres, Carabes, Fourmis n'étonnent pas l'agriculteur, le promeneur ou l'amateur de jardinage. Ces géants de la pédofaune ne représentent pourtant qu'une petite partie des habitants du sol ; il en est d'autres, de taille minuscule, voire microscopique, qui passent généralement inaperçus.

Quels sont-ils ?

Des Bactéries, Algues, Champignons microscopiques, Levures, représentent dans le sol le Règne végétal. Ils y furent découverts par les microbiologistes à la fin du siècle passé.

La pédofaune comprend des espèces appartenant aux groupes les

(*) Centre National d'Écologie Générale. Équipe Zoologie : Laboratoire de Zoologie de l'Institut Agronomique de Gembloux (Prof. J. LECLERCQ).

(1) On appelle biosphère l'ensemble des portions de la lithosphère, de l'hydrosphère et de l'atmosphère occupées par la vie (FLORKIN, 1956).

plus divers, depuis les Protozoaires jusqu'aux larves d'Insectes supérieurs, en passant par des Vers tels les Enchytréides qui ressemblent à de minuscules Lombrics, et les Nématodes, phylum dont on connaît ordinairement mieux les grandes espèces parasites de Vertébrés, comme l'Ascaris. D'autres « vers » très petits : les Rotifères, Planaires, Gastrotriches, Némertiens, et d'autres Arthropodes de taille très réduite : les Tardigrades, Crustacés, Pseudoscorpions, Acariens, Myriapodes Symphyles, Aptérygotes, complètent encore cette pédofaune extrêmement variée (voir figures 1 à 29).

A la fin du XIXe siècle, les Naturalistes d'Europe Occidentale connaissaient presque tous les grands animaux d'Afrique et d'Amérique mais ils foulaient aux pieds, sans en soupçonner encore la présence, ces organismes minuscules qui existent et s'agitent par millions d'exemplaires sous chaque mètre carré de sol cultivé ou de forêt. Il fallut attendre les premières années de notre siècle pour que débute l'étude de la plupart d'entre eux. Depuis lors, on a publié des travaux de plus en plus nombreux sur la faune et la biologie du sol. D'excellents ouvrages tels que ceux de NEF (1957), KÜHNELT (1961), KEVAN (1955, 1962) font le point des connaissances ; beaucoup des observations qui vont suivre ont pu être réunies grâce à la lecture de ces textes.

ASPECTS QUANTITATIFS ET QUALITATIFS DE LA PÉDOFAUNE

Le peuplement des sols n'est pas uniforme, loin s'en faut ; il est néanmoins possible de se faire une idée de l'importance numérique de la plupart de ces groupes d'animaux en exprimant la densité de ces populations par des ordres de grandeur (Tableau I).

Suivant la composition des populations d'Invertébrés et leur importance numérique, on peut estimer leur poids total à quelques dizaines (NEF, 1957 ; KÜHNELT, 1961 ; GRAGG, 1961) ou à quelques centaines (KÜHNELT, 1961) de grammes par m². Comparées au poids de litière fraîche qui tombe chaque année sur le sol des forêts et qui est d'environ 300 g/m², ces estimations permettent de se rendre compte de l'importance pondérale des animaux par rapport à la production annuelle de matière végétale caduque.

Tableau I. — Ordre de grandeur des populations d'Invertébrés habitant le sol (1)

	Nombre d'individus par m²
Protozoaires	10 000 000 à 1 000 000 000
Rotifères	50 000 à 1 000 000
Nématodes	800 000 à 30 000 000
Mollusques	10 à 100
Enchytréides	1 000 à 300 000
Lombricides	10 à 1 000
Tardigrades	10 000 à 200 000
Crustacés	100 à 300
Pseudoscorpions	10 à 500
Aranéides	10 à 250
Acariens	10 000 à 400 000
Myriapodes Symphylides	10 à 20 000
Autres Myriapodes	10 à 1 000
Collemboles	1 000 à 200 000
Autres Aptères	10 à 1 000
Ptérygotes	100 à 1 000

Variations saisonnières et annuelles de la pédofaune

Des variations saisonnières peuvent amener des changements importants dans la composition de la pédofaune d'un habitat. La figure 1a reproduit un exemple de ces variations, relatif aux Acariens, Collemboles et autres microarthropodes. Des faits semblables ont été mis en évidence pour les Enchytréides (Overgaard, 1955), *Lumbricus rubellus* Hoffm. et des larves d'Insectes (Witkamp et Vanderdrift, 1961).

Des fluctuations saisonnières dans le nombre des espèces ont également été observées par O'Connor (1958) pour les Enchytréides. Il en serait de même pour les Acariens et Collemboles (Haarløv, 1960).

Enfin, Vanderdrift (1963) a constaté des variations annuelles de la densité des populations de quelques groupes saprophages habitant deux stations qu'il a étudiées pendant plusieurs années consécutives.

(1) D'après les mises au point de Birch et Clark (1953), Cragg (1961), Edwards et Dennis (1962), Forsslund (1944-45), Galoux (1953), Nef (1957) et les données de Andràssy (1962), Ford (1935), Haarløv (1962), Mac Fadyen (1962), Murphy (1955), Nelson et Satchell (1962), Nosek et Ambrož (1957), O'Connor (1955), Overgaard Nielsen (1955), Peachey (1962), Satchell et Nelson (1962), Zicsi (1962).

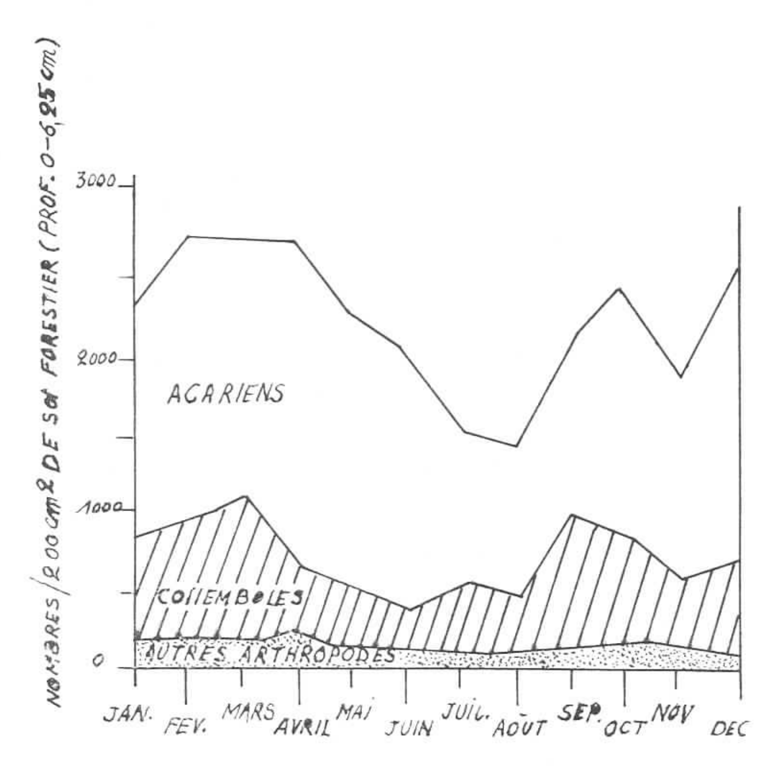


Fig. 1a. — Fluctuations saisonnières dans la faune des microarthropodes de la litière et du sol sous une jeune plantation de Sapin Sitka à Ampthill Bedfordshire.
(D'après Evans, dans Kevan, Soil Zoology p. 58).

Distribution verticale et horizontale des animaux

La distribution verticale des animaux du sol présente une stratification que le tableau II illustre pour ce qui concerne les Acariens et les Collemboles. On constate que la litière, c'est-à-dire l'amas de débris végétaux non encore décomposés (feuilles mortes, branchettes, fruits, etc.), abrite des Acariens et des Collemboles en quantités parfois considérables. Dans le sol proprement dit, ce sont les premiers centimètres qui sont les plus peuplés ; la densité des populations décroît selon la profondeur à laquelle le prélèvement est fait.

Il en est de même pour les petits Lombricides, les Enchytréides, les Nématodes et vraisemblablement pour la plupart des autres groupes.

TABLEAU II. — Distribution verticale des Acariens et Collemboles dans trois stations forestières de Belgique (données originales). Humus du type « mull ». Stations I et II à Virelles (Fagne), station III à Ferage (Famenne).

		Nombre d'individus par m²	
		Acariens	Collemboles
Station I	Litière	1 900 (2,5 %)	900 (1,5 %)
Taillis	0 à 5 cm	47 800 (64,5 %)	34 300 (58,5 %)
	5 à 10 cm	24 400 (33 %)	23 400 (40 %)
Station II	Litière	3 800 (9,5 %)	1 200 (3,5 %)
Hêtraie	0 à 3,5 cm	26 700 (67 %)	29 800 (82 %)
	3,5 à 7 cm	9 400 (23,5 %)	5 200 (14,5 %)
Station III	Litière	25 900 (22 %)	3 200 (7 %)
Chênaie	0 à 7,5 cm	68 700 (58,5 %)	30 200 (69 %)
	7,5 à 15 cm	22 900 (19,5 %)	10 400 (24 %)

Cette stratification verticale peut être plus ou moins accentuée suivant les habitats. C'est ainsi qu'on a trouvé 96 % des Arthropodes dans les 6 premiers centimètres (litière incluse) d'un sol de bruyère naturel (sol pauvre), les 4 autres % étant répartis sans concentration locale apparente jusqu'à une profondeur de 30 cm (MURPHY, 1955). OVERGAARD (1949, 1955) a généralement trouvé environ 90 % de la population totale de Nématodes et 70 à 79 % de la population totale d'Enchytréides dans les 5 centimètres supérieurs de plusieurs stations naturelles. Dans les sols cultivés, par contre, il ne trouve que 50 % environ de la population totale des vers dans les 5 premiers centimètres, leur importance numérique diminuant ensuite progressivement jusqu'à une profondeur de 35 cm. Ces observations sont analogues à celles de DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1951) sur la microfaune des champs cultivés.

Notons encore que des prélèvements effectués dans les régions tropicales (Côte d'Ivoire) ont également permis d'observer une diminution rapide de la microfaune en fonction de la profondeur ; à 40 cm, le nombre d'individus est toujours très réduit (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1951).

Beaucoup d'espèces d'animaux ont une distribution horizontale irrégulière, même lorsque l'habitat apparaît relativement homogène; ils vivent en aggrégats plus ou moins denses. C'est ainsi que deux échantillons de même surface et de même profondeur, prélevés au même moment dans une Chênaie à une distance de quelques centi-

mètres l'un de l'autre, m'ont fourni respectivement 88 et 61 Acariens, 39 et 19 Collemboles. Des différences encore beaucoup plus accentuées sont fréquentes. Il en est de même pour les Enchytréides (Overgaard, 1955 b) et les Vers de terre (Satchell, 1955) qui ont été étudiés sous ce rapport.

Vie des animaux dans le sol

La vie dans le sol est conditionnée par un certain nombre de facteurs variables dans l'espace et dans le temps. Leur action combinée influence la composition qualitative et quantitative de la pédofaune.

Influence de la structure du sol.

La partie meuble du sol, qui recouvre la roche-mère, est constituée par un système de particules ménageant entre elles des interstices, cavités ou pores. La taille moyenne des particules et celle des espaces existant entre elles varient d'un sol à l'autre. Pour un même sol, on observe également que ces caractères ne sont pas constants sur toute la hauteur du profil.

Dans ce milieu fort encombré, certaines animaux, les *fouisseurs*, se frayent un passage en creusant des galeries, des tunnels, et créent ainsi des espaces nouveaux. Ce sont les Lombricides, Millipèdes, Fourmis, larves d'Insectes supérieurs, Taupes, etc.

D'autres animaux, constituant *la faune « aquatique »*, vivent dans le film d'eau qui entoure les particules du sol et dans les interstices à condition que s'y trouve de l'eau libre ou au moins un film d'eau. Cette faune aquatique est composée presque uniquement d'espèces microscopiques : essentiellement les Rotifères, Protozoaires et Nématodes.

Le reste de la faune, c'est-à-dire Collemboles, Acariens, Symphyles, Pauropodes, etc., progresse dans les espaces préexistants.

Guild (1955) a observé que le temps nécessaire à quelques espèces de Lombricides fouisseurs pour creuser leur galerie dans l'argile est quatre à cinq fois plus long par rapport au temps mis par ces animaux pour accomplir le même travail dans un sol léger. Wallace (1962) a montré que la mobilité des Nématodes dépend notamment de la taille des particules du sol. On a aussi remarqué que des Thécamoebiens (Chardez et Leclercq, 1963) et d'autres Protozoaires, beaucoup de Nematodes et de Rotifères sont plus petits, comparés aux mêmes espèces qui vivent dans l'eau ; il est possible

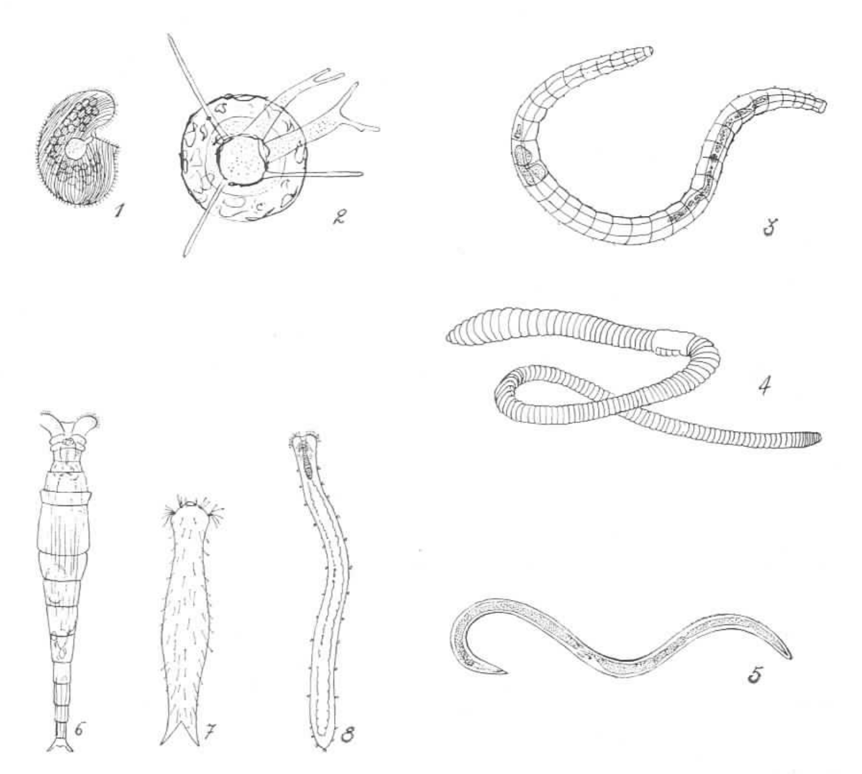


Fig. 1-2 (*) : Protozoaires ; 3-4 : Annélides ; 5-8 : autres « vers » (échelle variable).

1. Cilié (*Colpidium colpoda*) (d'après Delphy) (env. 0,02 mm).
2. Thécamoebien (*Phryganella acropodia*) (d'après Chardez) (env. 0,05 mm).
3. Enchytréide (originale) (env. 5 mm).
4. *Lumbricus terrestris* (d'après Kevan) (env. 200 mm).
5. Nématode (originale) (de 0,1 à 10 mm).
6. Rotifère (*Rotifer vulgaris*) (d'après Spemann, voir Lameere, 1931) (de 0,1 à 0,5 mm).
7. Gastrotriche (*Chaetonota*) (d'après Kevan) (env. 0,5 mm).
8. Turbellarié (*Prorhynchus*) (d'après Kevan) (de 0,5 à 10 mm).

que ce nanisme soit une expression générale de l'adaptation évolutive aux petites dimensions des pores du sol qui constitue leur habitat (phénomène évolutif connu). Certaines recherches ont mis en évidence l'existence de corrélations entre le nombre, la forme, la taille des pores du sol et la distribution verticale des Acariens et des Collemboles. Suivant Murphy (1955), dans l'humus brut à petites

(*) Les reproductions et les figures originales illustrant le texte sont réalisées par M. A. Boonen du Centre National d'Écologie Générale.

cavités, les Oribates (Acariens) sont représentés par leurs plus petites espèces.

Le nombre et la taille des pores ne sont pas seulement importants en tant qu'« espace vital » accessible, mais aussi parce qu'ils ont une grande influence sur la teneur en eau et l'aération du sol.

Influence de l'humidité.

Il est d'observation courante que la teneur en eau varie d'un sol à l'autre et qu'un même sol est sujet à des alternatives de sécheresse et d'hydratation excessive en fonction notamment du régime des précipitations atmosphériques.

Les exigences en eau diffèrent considérablement d'un groupe à l'autre, parfois même d'une espèce animale à l'autre. De nombreuses espèces appartenant à la faune « aquatique » du sol sont capables de supporter la dessiccation pendant un temps extrêmement long ; elles s'enkystent, ou subsistent à l'état sec, pour se réimbiber d'eau et reprendre leur vie active dès que l'eau liquide réapparaît dans le milieu. Certaines espèces de Tardigrades paraissent même devoir passer obligatoirement par des alternances de sécheresse et d'humidité pour subsister. Des animaux tels que les Lombricides et Enchytréides ont besoin en permanence du contact d'un peu d'eau liquide faute de quoi ils se déssèchent et meurent. Des populations entières d'Enchytréides peuvent être décimées à la suite d'un été trop sec (OVERGAARD, 1955 a). Bon nombre d'Arthropodes se satisfont d'une atmosphère saturée de vapeur d'eau, certains sont même capables de subsister plus ou moins longtemps dans une atmosphère non saturée. Ils seront donc moins affectés par des fluctuations non excessives de la teneur en eau.

Un excès d'eau liquide détermine parfois le remplissage des cavités du sol. Dans ce cas, les espèces non aquatiques résisteront plus ou moins longtemps à l'immersion ou ne trouveront leur salut que dans un réflexe de fuite. La cuticule imperméable de certains Arthropodes leur permet d'échapper à la noyade en flottant à la surface de l'eau, à condition qu'ils ne demeurent pas coïncés dans les interstices du sol. A noter que dans les cas d'inondation temporaire, les petits capillaires du sol peuvent retenir des bulles d'air constituant des refuges pour les petits animaux. Une période d'inondation prolongée peut être fatale pour beaucoup d'animaux, surtout dans les sols qui n'y sont pas habituellement soumis.

Les différences annuelles et saisonnières dans la composition faunistique doivent sans aucun doute être partiellement attribuées aux

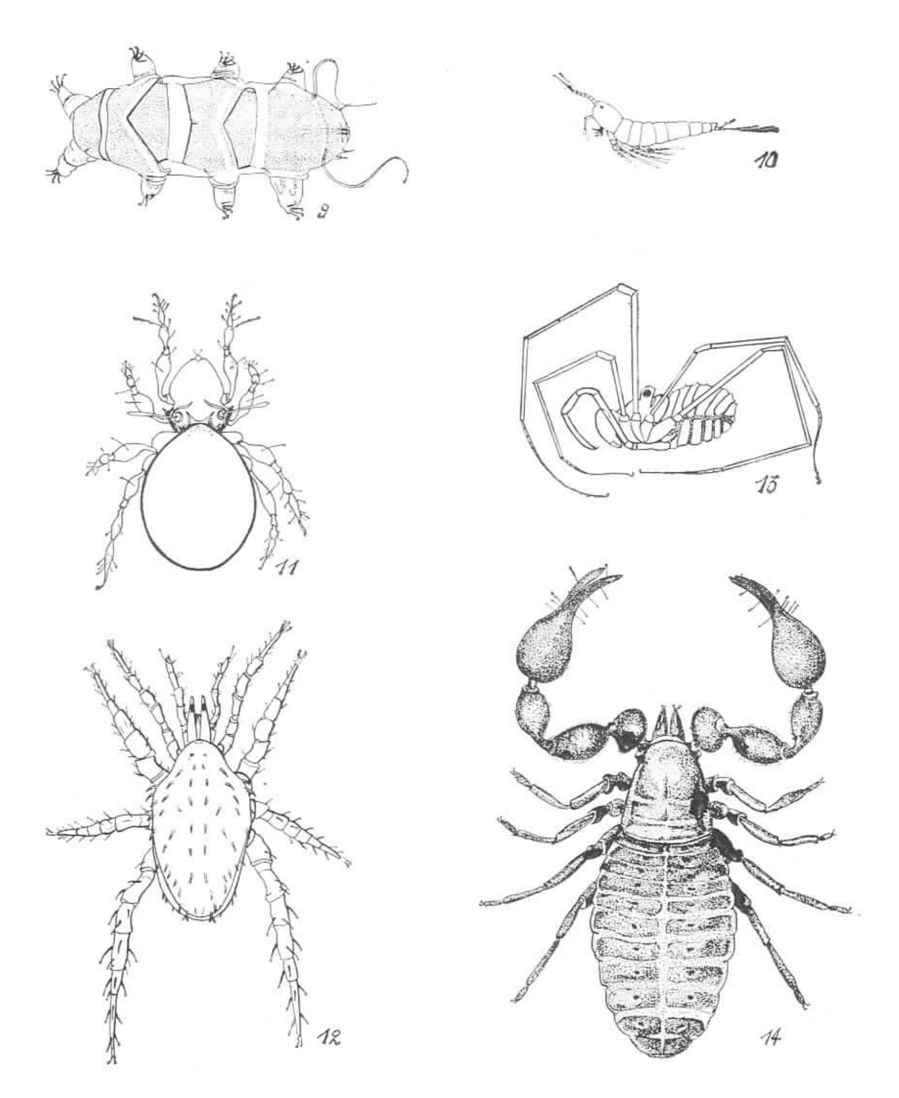


Fig. 9 : Pararthropode ; 10 : Crustacé ; 11-14 : Arachnides (échelle variable).

9. Tardigrade (*Echiniscus Wendti*) (adapté de May) (de 0,05 à 0,2 mm).
10. *Canthocamptus* (adapté de Kevan) (env. 0,2 mm).
11. Acarien (Oribate) (originale) (env. 0,2 mm).
12. Acarien (Mesostigmate) (originale) (env. 2 mm).
13. Opilion (d'après Roewer) (env. 10 mm).
14. Pseudoscorpion (*Lasiochernes pilosus* ♂) (d'après Vachon) (de 2 à 5 mm).

fluctuations de l'humidité ambiante. Il est très probable aussi que l'activité des animaux doit être influencée, dans une mesure dépen-

dant de leur tolérance respective, par des écarts plus ou moins prononcés par rapport à leur optimum hygrométrique spécifique. Les expériences de BERTHET (1964) ont démontré que l'activité motrice de certains Oribates (Acariens) varie avec les saisons et la teneur en eau de la litière.

Influence de l'aération du sol

Elle dépend de plusieurs facteurs tels que la structure du sol qui détermine le nombre et la taille des pores, la vitesse de diffusion des gaz, et la teneur en eau qui, lorsqu'elle augmente, entraîne une diminution de la quantité d'air.

Les animaux eux-mêmes ont des exigences variables en O_2 et des tolérances différentes à l'égard de la teneur en CO_2 de l'atmosphère. Il est bien connu que la consommation d'O_2 est moindre par unité de poids pour les gros animaux que pour les petits. Par ailleurs, certains sont mieux adaptés que d'autres pour prélever l'O_2 qui leur est nécessaire à des tensions réduites.

Il faut toutefois souligner que hormis les cas où il existe une accumulation anormale de matière organique, ou lorsque les cavités sont remplies d'eau, l'O_2 est présent dans le sol en quantité suffisante jusqu'à une profondeur modérée.

Influence de la température.

La température du sol est beaucoup plus constante que celle de l'air ambiant. Néanmoins, les couches superficielles, celles qui, nous l'avons vu, abritent la majeure partie des animaux, peuvent se congeler à la suite d'une période de gel ou bien s'échauffer sous l'effet d'une irradiation intense et prolongée. Ces conditions extrêmes sont réalisées plus fréquemment et plus rapidement en terrains découverts que sous couverts forestiers. D'autre part, la congélation et l'échauffement excessif d'un sol s'accompagnent généralement de dessiccation, et il n'est pas souvent aisé de dissocier les effets des deux facteurs.

Les Lombricides et les Isopodes s'enfoncent dans le sol vers des couches plus chaudes, lorsque la chose est possible, afin d'échapper à la congélation. Beaucoup d'Acariens et de Collemboles demeurent actifs à des températures de quelques degrés au dessus de zéro et subsistent inanimés dans les sols gelés, de même que de nombreuses larves d'Insectes, pour reprendre leur activité après le dégel (KÜHNELT, 1961).

De nombreux animaux du sol sont fort sensibles à une élévation

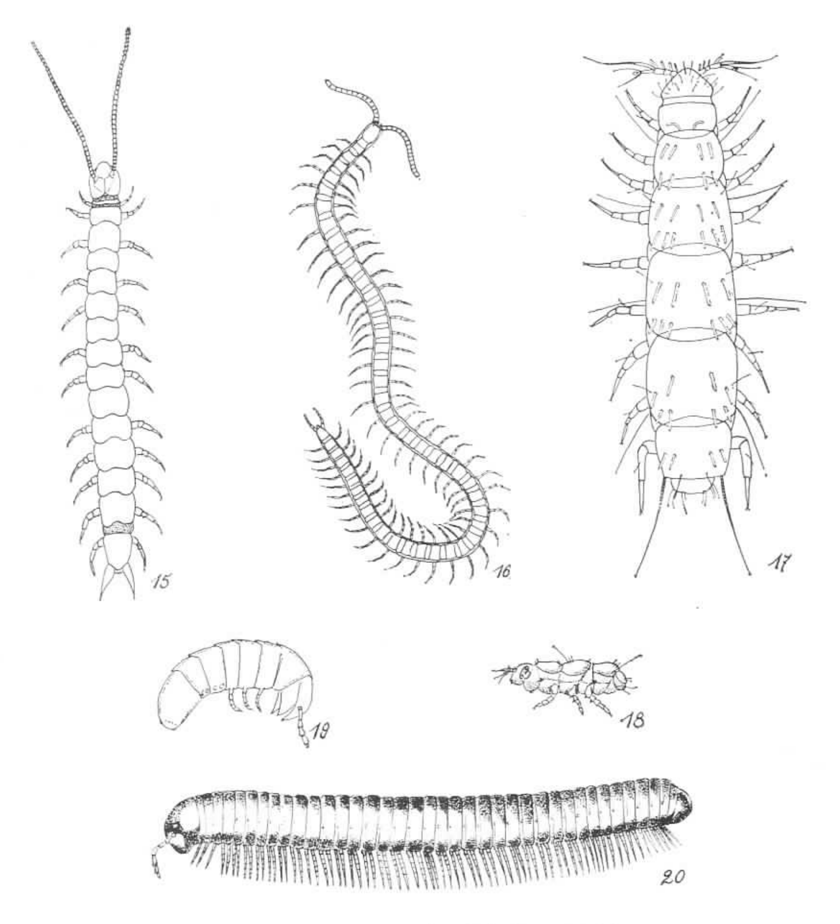


Fig. 15-20 : Myriapodes (échelle variable).

15. Symphylide (*Scutigerella immaculata*) (d'après SNODGRASS) (de 2 à 5 mm).
16. Chilopode (Géophilomorphe) (adapté de SNODGRASS) (de 10 à 50 mm).
17. Pauropode (*Pauropus Huxleyi*) (d'après LUBBOCK) (de 0,5 à 2 mm).
18. Larve de Pauropode (*Pauropus silvaticus*) (d'après TIEGS) (env. 0,1 mm).
19. Larve de Diplopode (*Yulus*) (d'après BROLEMANN) (env. 0,1 mm).
20. Diplopode (*Cylindroiulus londinensis*) (d'après BROLEMANN) (de 5 à 30 mm).

excessive de la température et périssent rapidement lorsque la fuite n'est pas possible, bien avant même que la température de coagulation des protéines internes ne soit atteinte.

Influence de la lumière.

Normalement, la lumière ne pénètre que jusqu'à un ou deux cen-

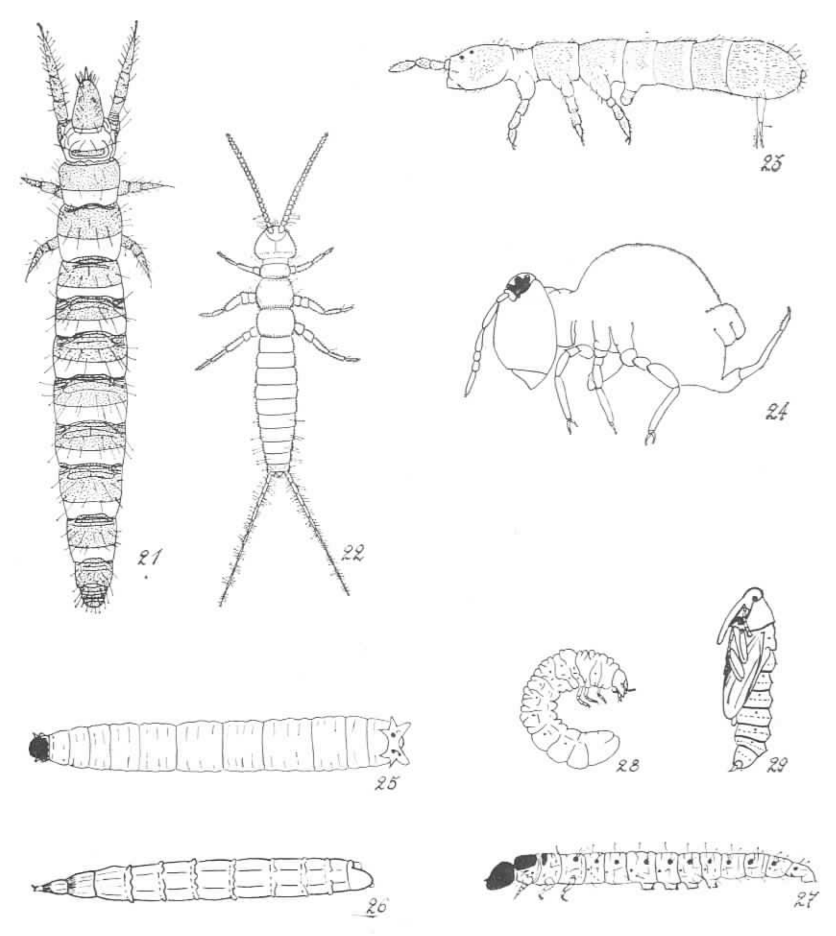


Fig. 21-24 : Insectes Aptérygotes ; 25-29 : Insectes Ptérygotes (échelle variable).

21. Protoure (*Acerentomon Doderoi*) (d'après BERLESE) (de 0,5 à 3 mm).
22. Diploure (*Campodea Staphylinus*) (d'après LUBBOCK) (de 1 à 4 mm).
23. Collembole *Arthropleona* (originale) (de 0,1 à 5 mm).
24. Collembole *Symphypleona* (*Sminthurides assimilis*) (d'après GISIN) (de 0,1 à 3 mm).
25. Larve de Diptère (*Tipula*) (d'après KEVAN) (de 1 à 20 mm).
26. Larve de Diptère (*Haematopota*) (d'après KEVAN) (de 1 à 20 mm).
27. Larve de Lépidoptère (*Hepialus*) (d'après KEVAN) (de 1 à 10 mm).
28. Larve de Coléoptère (d'après KEVAN) (de 1 à 20 mm).
29. Nymphe de Coléoptère (*Lixus*) (d'après KEVAN).

timètres de profondeur. De cette zone seront exclus pendant le jour les animaux qui ne supportent pas le rayonnement lumineux, tels que Symphylides, Pauropodes et Vers de terre (KEVAN, 1962). Une partie de la faune qui vit à l'abri de la lumière est peu ou pas

pigmentée. La régression des organes visuels est également fréquente. Un phototropisme négatif a été mis en évidence dans certains cas, mais on est loin d'avoir réuni les données mesurables et systématiques grâce auxquelles on pourrait écrire un chapitre suggestif sur la physiologie comparée de la pédofaune à ce point de vue.

Influence du pH et de la teneur en sels.

Le pH du sol dépend de la nature de la roche sous-jacente, de la charge en éléments minéraux de la terre fine et de la solution du sol, de l'intensité des processus chimiques aérobiques et anaérobiques qui s'y déroulent. Des variations locales et temporaires du pH d'un sol sont fréquentes.

La plupart des animaux ne peuvent subsister dans les sols trop acides, les tourbières par exemple. Les recherches de SATCHELL (1955) sur les Lombricides ont mis en évidence la sensibilité de ces animaux, différente suivant les espèces, à l'égard de l'acidité du milieu.

Certains animaux préfèrent nettement les sols calcaires et s'y trouvent plus abondants qu'ailleurs. C'est le cas par exemple du Millipède *Cylindroiulus londiniensis* (BLOWER, 1955). Beaucoup d'espèces sont relativement indépendantes de la teneur en chaux.

Les sols à haute teneur en électrolytes, en bordure de la mer notamment, sont peu favorables aux animaux ; ils contiennent une faune peu abondante et très spécialisée.

SOURCES DE NOURRITURES

Certains animaux du sol peuvent s'attaquer aux parties vivantes des plantes qui leur sont accessibles : essentiellement les racines, bulbes et tubercules. Ce sont les phytophages parmi lesquels on trouve des Insectes, adultes et larves, des Acariens, des Myriapodes, des Mollusques, des Nématodes et des Rongeurs.

Les débris végétaux morts (feuilles, fruits, branches, etc.) intacts ou plus ou moins altérés par les micro-organismes et champignons, constituent une source importante de nourriture pour une multitude de saprophages. La plupart des grands groupes d'animaux (excepté les Vertébrés et les grosses larves de Lépidoptères ; KEVAN, 1962), Protozoaires inclus, comptent de nombreuses espèces saprophages, mais il n'est pas toujours aisé de déterminer si la source de nourriture est le débris végétal lui-même ou les micro-organismes qui y sont associés.

Les cadavres d'animaux servent également de nourriture à un certain nombre d'individus qui apprécient ce régime.

Les excréments déposés en grand nombre à la surface et dans le sol sont utilisés par une foule de coprophages : des Nématodes, Enchytréides, Vers de terre, Acariens, Collemboles, adultes et larves d'Insectes, par exemple, contiennent de nombreuses espèces friandes de déjections.

Des Limaces, Oribates (Acariens), Collemboles et Insectes supérieurs mangent le mycelium des Champignons.

Des prédateurs de toutes tailles et de toutes espèces, depuis certains Protozoaires jusqu'aux Taupes, et des parasites, vivent aux dépens de la communauté animale et servent eux-mêmes éventuellement de nourriture à d'autres carnivores.

La qualité et la quantité de nourriture dépend donc essentiellement du couvert végétal qui alimente les végétariens, à leur tour la proie des carnivores. S'il est clair que la quantité de nourriture offerte peut influencer le nombre des organismes et peut-être la composition qualitative de la communauté animale, il est non moins certain que la nature des végétaux agit dans le même sens. Des expériences de laboratoire sur divers animaux, notamment des Oribates (Berthet, 1964), ont mis en évidence des préférences alimentaires nettes et spécifiques pour telles ou telles espèces de végétaux. On a également observé sur le terrain qu'un changement radical de la flore entraînait un changement faunistique rapide (Murphy, 1955). Suivant Galoux (1953), les grands Lombricides disparaissent généralement des plantations de hêtres et de résineux sur terre brune parce que les feuilles de ces arbres ou les humus qui en dérivent ne conviennent pas à leur alimentation.

Rôle de la pédofaune

C'est la matière organique d'origine essentiellement végétale qui, à la suite de transformations profondes, donne naissance à l'humus. Ces transformations consistent en une simplification des macromolécules d'origine, suivie de la synthèse, à partir des molécules simplifiées, des grosses molécules d'acides humiques. Ces molécules, incorporées au sol minéral et intimement mélangées avec lui, forment des complexes organo-minéraux très actifs.

A partir des matières qui échouent à la surface du sol (feuilles, fruits, etc.) se pose donc le problème de la formation de l'humus, celui de son incorporation et de son mélange intime avec le sol.

Les animaux ont-ils un rôle à jouer au cours du déroulement de ces processus ?

On a cru longtemps que la décomposition des litières était réalisée exclusivement par l'action des agents physico-chimiques. Après les grandes découvertes de Pasteur, on admit que l'humification était l'œuvre des Bactéries, Levures et Champignons. Un peu plus tard, lorsqu'on reconnut l'existence d'une pédofaune si abondante et variée, on a cherché à définir l'action des organismes qui la compose sur le milieu où ils vivent. Très vite, on a compris l'importance de leur participation au métabolisme des matières organiques.

La plupart des saprophages attendent obligatoirement que les microorganismes aient déjà envahi et ramolli les tissus végétaux, après quoi ils s'en nourrissent et pour ce faire, les découpent en petits fragments. Les animaux qui s'attaquent aux déjections poursuivent à leur tour la désintégration des fragments qu'ils y trouvent et les réduisent encore davantage. Passant successivement sous l'action d'une série de mandibules, les tissus végétaux sont finalement amenés à l'état de microfragments. A elle seule, cette action de dislocation est extrêmement importante, car des microfragments sont beaucoup plus accessibles à l'action des microorganismes cellulolytiques et autres, que des feuilles entières ou peu morcellées. D'autre part, les déjections sont imprégnées de substances secrétées par les animaux, substances qui favorisent peut-être la multiplication et l'activité de certains microorganismes.

L'entraînement des matières organiques en profondeur, est réalisé par les animaux fouisseurs dont les galeries s'enfoncent dans le sol. Au cours de leur va-et-vient, et pour se frayer un chemin, ils remuent sans cesse le sol, ce qui provoque le mélange des horizons. Les Lombricides, qui progressent en absorbant la terre qui se trouve sur leur passage, prélèvent les débris végétaux à la surface et les entraînent vers les profondeurs. Ils déposent leurs excréments chargés de substances minérales et organiques à différents niveaux y compris en surface.

Les galeries et interstices créés par les animaux favorisent en outre la circulation de l'air et de l'eau, de même que l'implantation des racines qui pénètrent plus aisément et plus profondément dans un sol ameubli et utilisent les espaces préexistants sur leur trajet.

La pédofaune contribue encore très activement au mélange intime des matières organiques et minérales déjà amorcé au cours de l'enfouissement. Les déjections de beaucoup d'animaux sont constituées d'un amalgame de terre et de substances organiques. Dans leur

tube digestif, ces éléments ont subi un brassage efficace en même temps qu'ils se sont imprégnés de sécrétions qui confèrent aux complexes organo-minéraux une résistance accrue à l'action dispersante de l'eau. Les animaux minuscules qui ne peuvent ingérer que des particules infimes doivent réaliser le mélange des matières à un niveau d'autant plus microscopique.

On est très peu renseigné sur la contribution directe de la pédofaune à la dégradation chimique des substances organiques. Les animaux digèrent sans aucun doute et assimilent au moins partiellement, des substances telles que les protéines, glucides et lipides. Les polysacharides tels que la cellulose et la pectine semblent pouvoir être digérés par certains animaux, non par d'autres. Dans ce domaine, tout reste encore pratiquement à faire.

L'intervention directe de la pédofaune dans la synthèse de l'humus à partir des molécules simplifiées n'est guère encore connue non plus. D'aucuns la supposent effective et non négligeable.

Si on s'en refère à l'évolution des débris pourrissants qui n'ont pas été touchés par les animaux, il semble bien qu'en l'absence de ceux-ci, l'action des microorganismes aurait pour résultat une minéralisation trop rapide des débris végétaux sans formation d'humus.

Bien entendu, les possibilités de la pédofaune sont limitées par sa composition qualitative et quantitative et par les conditions du milieu qui peuvent lui être plus ou moins favorables. En fait, il existe de nombreuses variétés d'humus de qualités inégales, et dont la plupart peuvent se rattacher à l'un ou l'autre des grands types suivants : le « mor » et le « mull ».

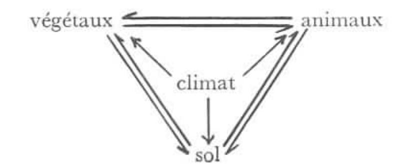
Les sols à humus du type « mor » sont peu favorables à la croissance de la plupart des végétaux. Ils contiennent des Acariens, Collemboles et Enchytréides en plus grandes quantités, semble-t-il, que les sols à humus du type « mull ». Les Nématodes sont moins nombreux et surtout les grands Lombricides fouisseurs et les gros Arthropodes y sont rares ou absents. Si nous examinons un sol forestier à « mor », nous constatons qu'il est perpétuellement recouvert de feuilles et de débris végétaux morts. Sous la masse de feuilles non décomposées, se trouve une couche de débris végétaux, morcellés en fragments macroscopiques et toujours aisément reconnaissables. Creusant plus bas, on découvre une couche plus ou moin épaisse de couleur foncée où les structures végétales ne sont plus reconnaissables : c'est l'humus brut, constitué essentiellement de matières organiques. Ces différentes couches reposent sur le sol minéral sous-jacent qui lui, est très pauvre en substances organiques.

En l'absence des animaux fouisseurs, les végétaux morts restent en place au lieu d'être entraînés dans les profondeurs ; d'autre part, le sol minéral n'est pas amené en surface et mélangé aux substances organiques. Les grands Lombricides et les gros Arthropodes faisant défaut, les animaux minuscules doivent s'attaquer d'emblée à des feuilles entières, la phase de morcellement est ainsi considérablement ralentie. D'autre part, les Champignons saprophytes sont extrêmement abondants dans les sols à « mor » où ils prennent une part importante sinon prépondérante dans la transformation des matières organiques ; il en résulte la formation d'un humus de mauvaise qualité où la dégradation chimique des grosses molécules est peu avancée et la synthèse des substances humiques très partielle.

Les sols à humus du type « mull » sont très favorables au développement des végétaux. Ils contiennent une faune abondante et variée ; en particulier les populations de grands Lombricides et de gros Arthropodes y atteignent leur densité maximum. Par contre, les Champignons saprophytes y sont peu abondants. L'humification s'y déroule de la façon décrite au début de ce paragraphe. Si nous examinons un sol forestier à « mull », nous constatons qu'à la fin de l'été, avant la chute automnale des feuilles, la litière de l'année précédente à presque complètement disparu (il peut même arriver, lorsque les saisons ont été particulièrement favorables, que le sol soit nu). Sous les quelques restes de litière, nous découvrons directement la terre ; l'examen microscopique de cette terre révèle également l'absence presque totale de structures végétales reconnaissables. A l'analyse chimique, on constate que la décomposition des grosses molécules est très avancée et la synthèse des substances humiques très active. La litière a été rapidement transformée en humus, en même temps qu'elle était incorporée au sol.

Il existe donc une corrélation étroite entre la qualité de l'humus et l'importance de la participation des animaux à sa formation.

Nous avons vu précédemment que l'existence de la pédofaune est conditionnée par les caractères physico-chimiques du sol, la nature du recouvrement végétal et les conditions climatiques. Nous savons à présent que la pédofaune en retour influence les caractères physico-chimiques du sol de même que la croissance des végétaux. En fait, il existe des interrelations complexes entre ces éléments qui peuvent être schématisées comme suit :



Utilité de l'étude de la pédofaune

Avec ce qui précède, on peut aisément concevoir que l'étude de la pédofaune soit de nature à fournir une abondante et intéressante matière aux diverses disciplines des sciences biologiques. En outre, étant donnée l'importance des animaux dans le métabolisme du sol, on peut entrevoir des possibilités d'application pratiques extrêmement importantes, dans les domaines de l'agriculture et de la sylviculture notamment.

A l'heure actuelle, ces applications sont encore presque inexistantes étant donné précisément notre manque de connaissances, mais déjà les pédozoologues sont consultés par ceux dont le métier est de se préoccuper de la fertilité et de l'utilisation rationnelle des sols.

Ils participent ainsi aux missions envoyées dans les régions à climats excessifs (en Afrique équatoriale par exemple) où le déboisement intensif a déterminé un appauvrissement progressif des terres, parfois jusqu'à la désertisation.

En Hollande, ils sont intervenus dans certains vergers où les Lombricides avaient disparu à la suite d'inondations marines et qui présentaient une accumulation de végétaux morts en surface. L'inoculation de Lombricides et la recolonisation qui s'en suivit entraîna la disparition progressive de cette litière malvenue.

Des symptômes de dégâts après l'utilisation répétée de pesticides et insecticides en agriculture, ont attiré l'attention sur les effets possibles de l'accumulation de ces substances dans le sol. La pédofaune s'est révélée sensible à l'application de ces produits (Van den Bruel, 1964) et les pédozoologues participent aux recherches destinées à permettre leur utilisation adéquate et sans danger pour la fertilité des sols.

Des recherches entreprises dans le but de réaliser le contrôle biologique des Nématodes pathogéniques du sol par des champignons prédateurs de ces Nématodes, ont donné des résultats prometteurs (Duddington, 1955).

Depuis longtemps déjà s'impose la nécessité de produire toujours plus d'aliments destinés à une population mondiale déjà largement sous-alimentée et sans cesse croissante. Pour atteindre cet objectif, il convient de mettre en valeur des espaces incultes, d'amender des régions stériles, d'améliorer le rendement des terres déjà exploitées et dans chaque cas d'éviter l'épuisement du sol à court ou à long terme.

Afin de protéger et même d'utiliser les agents indispensables à la formation de l'humus que sont les animaux du sol, il est nécessaire de bien connaître leurs possibilités et leurs limites, de définir précisément leurs exigences écologiques. On peut espérer que dès lors et avec la contribution des autres spécialistes qui étudient le sol et les plantes, il sera possible d'introduire là où elles manquent des faunes actives et adaptées aux conditions locales ; éventuellement de créer et de maintenir un milieu favorable à l'action de la pédofaune ; d'intervenir dans la nature en meilleure connaissance de cause, donc avec plus de chances de succès ; et même d'éviter dans une large mesure les dégâts que l'action de l'homme occasionne parfois lorsqu'elle comporte une part importante d'arbitraire.

La tâche n'est pas simple, mais elle est urgente et concerne la destinée de la population humaine (LECLERCQ, 1963). Pour la mener à bien, il faudra mettre en œuvre des moyens scientifiques et financiers considérables. On s'y emploit déjà : il existe à l'heure actuelle une Commission Internationale pour l'Étude de la Faune du Sol, présidée par le Professeur H. DEBAUCHE de l'Université de Louvain. Tout récemment, on vient de lancer un nouveau périodique d'expression française « Revue d'Écologie et de Biologie du Sol » destiné à promouvoir « une meilleure coopération internationale et une meilleure concentration des informations ».

Appendice

EXTRACTION DE LA PÉDOFAUNE

On peut se procurer très facilement un certain nombre d'animaux du sol. Les difficultés se présentent seulement lorsqu'on désire réaliser une extraction quantitative afin d'évaluer la densité des populations. De nombreuses méthodes de laboratoire, nécessitant un équipement spécial, ont été mises au point dans le but de surmonter ces difficultés.

Nous nous limiterons à décrire ici quelques méthodes simples permettant de se constituer aisément une collection de représentants typiques de la pédofaune, sans nous attarder sur la valeur quantitative de ces méthodes, ou sur les précautions à prendre pour les rendre quantitatives. Disons seulement qu'il est toujours préférable et plus aisé d'extraire séparément les animaux de la litière et ceux de la terre.

Protozoaires - Rotifères - Nématodes - Tardigrades.

On place des feuilles mortes dans de petits récipients (une feuille par récipient) ; on recouvre le matériel d'eau ; on laisse reposer 24 heures, après quoi les débris végétaux sont retirés de façon à pouvoir observer la faunule qui se déplace dans l'eau du récipient. Pour être assuré du succès, il convient d'utiliser des feuilles ayant séjourné sur le sol pendant un certain temps.

L'extraction de la terre est realisée comme suit : 3 à 4 cm^3 de terre, prélevée en surface, sont finement fragmentés à l'aide d'aiguilles et répartis uniformément sur un tamis à mailles fines (0,3 mm). Le tamis est placé dans un entonnoir de 7 cm de diamètre, dont la tubulure est munie d'un tube de caoutchouc fermé à l'aide d'une pince. On verse de l'eau jusqu'à ce que la terre soit submergée. L'entonnoir est surmonté d'une lampe électrique destinée à échauffer le système. La température doit avoir atteint 30° C après une heure et ne pas s'élever d'avantage sous peine de tuer la faune. Il convient donc de régler la distance qui sépare la lampe de l'échantillon, éventuellement, d'installer un abat-jour métallique pour limiter les déperditions de chaleur.

Les Nématodes et Rotifères deviennent très actifs à mesure que la température s'élève ; ils quittent la terre et tombent dans le tube de caoutchouc. L'extraction est prolongée pendant 12 heures après quoi on prélève, en ouvrant la pince, les quelques cm^3 d'eau où sont accumulés les animaux. Cette méthode permet de récolter bon nombre de Nématodes et de Rotifères, mais elle est d'un très mauvais rendement pour les Protozoaires et les Tardigrades.

Enchytréides

On peut extraire les Enchytréides à partir de la litière ou de la terre, en utilisant un appareil semblable à celui qui vient d'être décrit, mais de taille plus grande (appareil de Baermann, figure 30) de façon à pouvoir y placer quelques grammes de litière ou 70 g environ de terre. Il est nécessaire d'augmenter le volume des échantillons parce que les Enchytréides sont moins nombreux que les Nématodes et Rotifères. Un entonnoir de 13 cm de diamètre, muni d'un tamis de 7,5 cm de diamètre, à mailles de 1 mm, convient parfaitement. La terre devra être fragmentée avec précaution en particules de 3 à 4 mm. Les feuilles seront disposées verticalement sur leur bord latéral. La température de l'échantillon doit s'élever progressivement et ne pas excéder 35° C. Les Enchytréides commencent à quitter l'échantillon dès que la température s'élève,

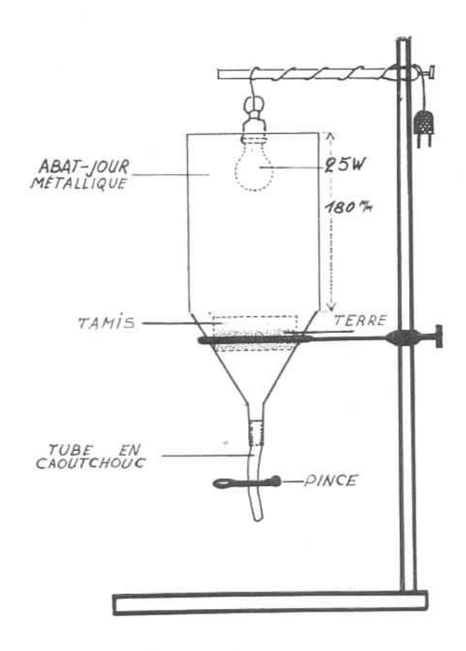


Fig. 30. Appareil de Baermann

pour gagner l'eau plus froide qui se trouve en dessous. Quatre heures d'extraction sont suffisantes.

Acariens et Collemboles.

L'appareil de Tullgren est d'un usage courant pour récolter ces petits Arthropodes (figure 31). Il est composé également d'un entonnoir (18 cm de diamètre), d'un tamis (mailles 2 mm), d'une lampe électrique et d'un abat-jour. Mais cette fois, l'extraction est réalisée à sec. On peut extraire environ 10 g de litière ou 100 g de terre avec un appareil ayant les dimensions indiquées ci-dessus. L'extraction dure pendant quatre jours. Si on augmente ces quantités, on obtient plus d'animaux mais l'extraction est moins complète et plus longue (10 jours pour 300 g de terre). La température ne doit pas être supérieure à 31° C. Les petits Arthropodes fuient la lumière et surtout la dessiccation, et tombent dans une fiole placée sous la tubulure de l'entonnoir. Cette fiole contient de l'alcool à 70 %, ou bien, si on souhaite obtenir des animaux vivants, de l'eau ou du papier filtre maintenu constamment humide. Dans ces derniers, cas, il est nécessaire de changer le tube collecteur une ou deux fois par jour, et d'en retirer la faune. On peut conserver les

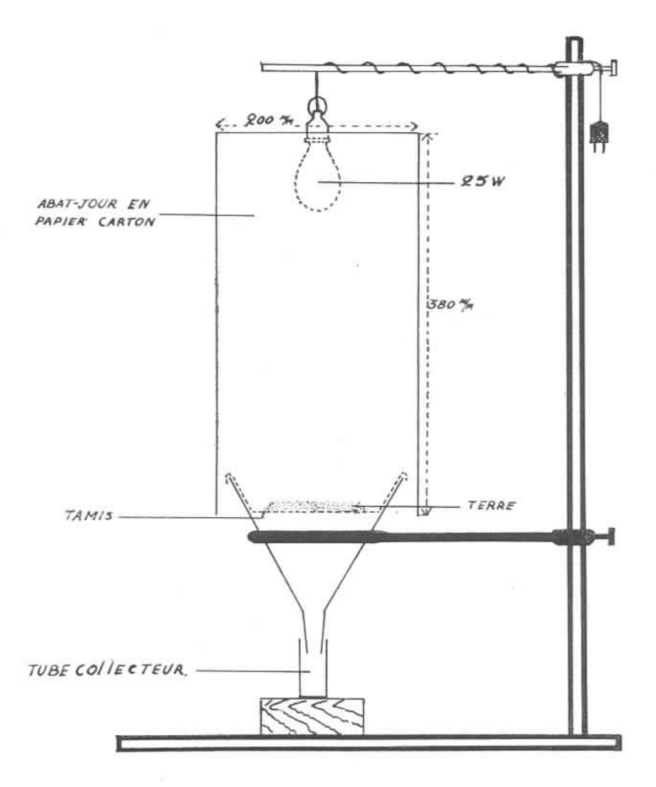


Fig. 31. Appareil de Tullgren

animaux vivants dans de petites boîtes hermétiques, garnies d'une couche de plâtre de Paris humide sur lequel on disperse quelques particules de terre et de minuscules débris de feuilles. La récolte est constituée principalement d'Acariens et de Collemboles. On peut y trouver occasionnellement quelques Enchytréides, Nématodes, petits Mollusques, Crustacés, Myriapodes, petites Araignées, Pseudoscorpions, Protoures, Diploures, petits Insectes ptérygotes adultes et larves. Pour ces animaux, l'extraction n'est généralement pas quantitative.

La macrofaune.

Les animaux relativement grands sont naturellement beaucoup plus rares que la plupart des animaux minuscules. Pour en récolter un certain nombre, il est donc nécessaire d'utiliser des échantillons de quelques dm² à 1 m² de surface, suivant la richesse des stations visitées. A noter que les grandes espèces de Lombricides se

retirent dans le fond de leurs galeries lorsqu'on remue le sol. Il faut donc creuser assez bas pour les obtenir. La litière est examinée feuille par feuille. La terre est passée successivement sur 3 ou 4 tamis, agités à la main, dont la largeur des mailles va en diminuant depuis 7 mm jusqu'à 2 mm. A chaque opération, on récolte les animaux dont la taille ne leur permet pas de traverser les mailles, et on écarte les débris qui subsistent sur le tamis. Cette méthode laborieuse présente l'avantage de permettre la récolte des œufs et des larves peu actives. Une autre méthode consiste à répartir la terre, ou la litière, dans des appareils de Tullgren de grandes dimensions.

Signalons, pour terminer, un moyen très simple de se procurer des Lombricides : on arrose le sol, après avoir enlevé la litière, avec une solution contenant 25 ml de formaline à 40 % dans 4,5 litres d'eau ; ces quantités conviennent pour une surface de 0,35 m^2 environ (Raw, 1962). La solution pénètre dans le sol où elle détermine la migration verticale des vers qui émergent bientôt à la surface. Éventuellement, on peut faire une seconde application, 20 minutes après la première.

Manipulations de la faune.

Pour manipuler les animaux de très petite taille, on utilise des fines aiguilles montées dont l'extrémité pointue est soit légèrement pliée (manipulation des Enchytréides, Nématodes, etc.), soit recourbée de façon à former un anneau minuscule (manipulation des Acariens, Collemboles, etc.). Les animaux plus gros sont saisis à l'aide de pinces fines dont les branches s'actionnent aisément.

Remerciements

Ce travail a été réalisé grâce à l'hospitalité du Laboratoire de Biochimie de M. le Prof. Florkin (Université de Liège), à qui j'exprime ma vive reconnaissance. Je remercie également M. Ch. Jeuniaux, Agrégé, et M. A. Galoux, professeur à l'université de Bruxelles, qui ont bien voulu relire ce texte et me faire part de leurs conseils.

BIBLIOGRAPHIE

Andrássy, I. — 1962. The problem of number and size of sampling unit in quantitative studies of soil Nematoda. *Progress in soil Zoology pp. 65-67. Murphy, P.W. (éditeur). London: Butterworths.*

Berlese, A. — 1910. Monographia dei Myrientomata. *Redia*, **6**.
Berthet, P. — 1964. L'activité des Oribatides (Acari : Oribatei) d'une Chênaie. *Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Mémoire nº 152.*
Birch, L. C. et Clark, D. P. — 1953. Forest soil as an ecological community with special reference to the fauna. *The Quarterly Review of Biology*, **28**, nº 1.
Blower, J. G. — 1955. Millipèdes and Centipèdes as soil animals. *Soil Zoology pp. 138-151. Kevan, D. K. (éditeur). London: Butterworths.*
Brolemann, H. W. — 1935. Faune de France **29**. *P. Lechevalier, 12, rue de Tournon, Paris VI*e.
Chardez, D. — 1961. Note sur *Phryganella acropodia* et sa variété *penardi. Bull. Inst. Agron. et Stat. Rech. Gembloux* T. XXIX, nº 2.
Chardez, D. et Leclercq, J. — 1963. Variabilité des populations d'Euglypha strigosa (Ehrenberg) Leidy en fonction de l'habitat (*Rhisopoda testacea*). *Bull. Inst. agron. et Stat. Rech. Gembloux*, T. XXXI, 1.
Cragg, J. B. — 1961. Some aspects of the ecology of moorland animals. *J. Ecol.* **49**, 477-506.
Delamare Deboutteville, C. — 1951. Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. *Bull. Labo. Arago « Vie et Milieu » suppl. 1.*
Delphy, J. — 1936. Sous-règne des Protozoaires. *La Faune de la France.* T.I.A. *Perrier, R.*
Duddington, C. L. — 1955. Inter-relations between soil microflora and soil Nematodes. *Soil Zoology pp. 284-301. Kevan, D. K. Mc E. (éditeur). London: Butterworths.*
Edwards, C. A. et Dennis, E. B. — 1962. The sampling and extraction of Symphyla from soil. *Progress in soil Zoology pp. 300-304. Murphy, P. W. (éditeur). London: Butterworths.*
Evans, G. O. — 1955. Identification of terrestrial Mites. *Soil Zoology pp. 55-61. Kevan, D. K. Mc E. (éditeur). London: Butterworths.*
Florkin, M. — 1956. Aspects biochimiques communs aux êtres vivants. *Éditions Desoer, Liège.*
Ford, J. — 1935. The animal population of a meadow near Oxford. *Journ. of Animal Ecology* **4**, 195-207.
Forsslund, K. H. — 1944-1945. Studies on the lower fauna of the northswedish forest soil. *Medd. Statens Skogsförsökanstalt*, **34**, pp. 1-283.
Galoux, A. — 1953. La Chênaie sessiliflore de Haute Campine. Essai de Biosociologie. *Station de Recherches de Groenendaal. Travaux. Série A. nº* **8**.
Gisin, H. — 1960. Collembolenfauna Europas. *Museum d'Histoire Naturelle, Genève.*
Guild, W. J. Mc L. — 1955. Earthworms and soil structure. *Soil Zoology pp. 83-97. Kevan, D. R. Mc E. (éditeur). London: Butterworths.*
Haarløv, N. — 1960. Microarthropods from danish soils. Ecology, Phenology. *Oikos, supp.* **3**.
Haarløv, N. — 1962. A quantitative comparison of hand-sorting and extraction with a Tullgren funnel. *Progress in soil Zoology, pp. 156-157. Murphy, P. W. (éditeur). London: Butterworths.*
Kevan, D. K. Mc E. — 1955, éditor. Soil Zoology. *Proceedings of the University of Nottingham Second Easter School in Agricultural Science. London: Butterworths.*

Kevan, D. K. Mc E. — 1962. Soil Animals. *Philosophical Library, New York.*
Kühnelt, W. — 1961. Soil biology with special reference to the animal kingdom. *Faber and Faber, London.*
Lameere, A. — 1931. Précis de Zoologie. T. II. Institut Zoologique Torley-Rousseau. Bruxelles.
Leclercq, J. — 1963. L'écologie au service de l'économie humaine. *Annales de Gembloux,* **3.**
Lubbock, J. — 1867. On Pauropus, a new type of Centipède. *Trans. Linn. Soc. London,* XXVI.
Lubbock, J. — 1873. Monograph of the Collembola and Thysanoura. *London.*
Macfadyen, A. — 1962. Control of humidity in three funnel-type extractors for soil Arthropods. *Progress in soil Zoology, pp. 158-168. Murphy, P. W. (éditeur). London: Butterworths.*
May, R. M. — 1948. La vie des Tardigrades. *Gallimard.*
Murphy, P. W. — 1955. Ecology of the fauna of forest soils. *Soil Zoology pp. 99-124. Kevan, D. K. Mc E. (éditeur). London: Butterworths.*
Nef, L. — 1957. État actuel des connaissances sur le rôle des animaux dans la décomposition des litières de forêts. *Agricultura, vol. V, 2e série,* **3.**
Nelson, J. M. et Satchell, J. E. — 1962. The extraction of Lumbricidae from soil with special reference to the hand-sorting method. *Progress in soil Zoology, pp. 294-299. Murphy, P. W. (éditeur). London: Butter worths.*
Nosek, J. et Ambrōz, Z. — 1957. La faune du sol et l'activité microbienne du sol forestier. *Journal forestier suisse,* **108,** 10/11.
O'Connor, F. B. — 1955. Extraction of Enchytraeid worms from a coniferous forest soil. *Nature,* **175,** 815-6.
O'Connor, F. B. — 1958. Age class composition and sexual maturity in the Enchytraeid worm population of a Coniferous forest soil. *Oikos,* **9,** 2.
Overgaard Nielsen, C. — 1949. Studies on the soil microfauna. II. The soil inhabiting Nematodes. *Natura Jutlandica,* **2.**
Overgaard Nielsen, C. — 1955. Studies on Enchytraeidae. 2. Field Studies. *Natura Jutlandica,* **4.**
Overgaard Nielsen, C. — 1955 a. Studies on Enchytraeidae. 5. Factors causing seasonal fluctuations in numbers. *Oikos,* **6,** 2.
Overgaard Nielsen, C. — 1955 b. Survey of a year's results obtained by a recent method for the extraction of soil inhabiting Enchytraeid worms. *Soil Zoology pp. 202-214. Kevan, D. K. Mc E. (éditeur). London: Butterworths.*
Peachy, J. E. — 1962. A comparison of two techniques for extracting Enchytraeidae from moorland soils. *Progress in soil Zoology pp. 286-293. Murphy, P. W. (éditeur). London: Butterworths.*
Raw, F. — 1962. Studies of earthworm populations in orchards. I. Leef burial in apple orchards. *Ann. appl. Biol.,* **50,** 389-404.
Roewer, C. F. — 1923. Die Weberknechte der Erde. *Jena.*
Satchell, J. E. — 1955. Some aspects of Earthworm ecology. *Soil Zoology pp. 180-201. Kevan, D. K. Mc E. (éditeur). London: Butterworths.*
Satchell, J. E. et Nelson, J. M. — 1962. A comparison of the Tullgren-funnel and flotation methods of extracting Acarina from woodland soil. *Progress in soil Zoology pp. 212-216. Murphy, P. W. (éditeur). London: Butterworths.*

SNODGRASS, R. E. — 1952. A textbook of Arthropod Anatomy. *Comstock Publishing Associates. Ithaca, New York.*

TIEGS, O. W. — 1947. The development and affinities of the Pauropoda, based on a study of Pauropus silvaticus. *Quart. Journ. Micr. Sci.*, **88**, 165-336.

VACHON, M. — 1949. Ordre des Pseudoscorpions. *Traité de Zoologie, T. VI de Grassé, P. P. Edit. Masson et Cie, Paris.*

VAN DEN BRUEL, W. E. — 1964. Le sol, la pédofaune et les applications de pesticides. *Annales de Gembloux*, **70**, 81-101.

VAN DER DRIFT, J. — 1963. The disappearance of litter in mull and mor in connection with weather conditions and the activity of the macrofauna. *Soil Organisms (Proceedings) pp. 125-133. North Holland Publishing Company. Amsterdam.*

WALLACE, H. R. — 1962. The movement of Nematodes in relation to some physical properties of soil. *Progress in soil Zoology pp. 328-333. Murphy, P. W. (éditeur). London: Butterworths.*

WITKAMP, M. et VAN DER DRIFT, J. — 1961. Breakdown of forest litter in relation to environmental factors. *Plant. and Soil*, XV, **4**, 295-311.

ZICSI, A. — 1962. Determination of number and size of sampling unit for estimating Lumbricid populations of arable soils. *Progress in soil Zoology pp. 68-71. Murphy, P. W. (éditeur). London: Butterworths.*
